

**ТРАНСОВАРИАЛЬНАЯ ПЕРЕДАЧА СПИРОХЕТЫ
BORRELIA SOGDIANA КЛЕЩОМ ORNITHODOROS PAPILLIPES
И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
ВОЗБУДИТЕЛЯ**

Ю. С. Балашов

Зоологический институт АН СССР

При трансвариальном пассировании спирохет *Borrelia sogdiana* клещами *Ornithodoros papillipes* в течение 9 лет частота передачи возбудителя потомству увеличилась с 11% в родительском поколении до 47% в VII дочернем поколении. В 3 из 14 исследованных семей клещей VIII поколения вследствие длительной трансвариальной передачи произошла утрата вирулентности спирохет для морских свинок.

Микроорганизмы, возбудители трансмиссивных инфекций, при их нормальной циркуляции в природных очагах попеременно развиваются в членистоногих переносчиках и в позвоночных животных. Большой интерес представляет вопрос о природе адаптаций этих возбудителей к существованию в двух столь различных средах обитания и об изменениях, происходящих в популяциях микроорганизмов в случае их длительного пассирования лишь в одном типе хозяев.

Для изучения этих проблем удобными модельными объектами являются аргасовые клещи (сем. *Argasidae*) и связанные с ними спирохеты, которых относят к роду *Borrelia*. В природных очагах клещевого спирохетоза наблюдаются как нормальный тип циркуляции спирохет между клещами и различными млекопитающими, так и циркуляция возбудителя только внутри популяции клещей при трансвариальной передаче спирохет потомству зараженных самок.

Способность к трансвариальной передаче спирохет значительно варьирует у разных видов клещей и, вероятно, у разных видов и штаммов возбудителя, хотя последний вопрос остается совершенно не изученным. Так, клещи *Ornithodoros moubata* передавали спирохет *Borrelia duttoni* своему потомству в 44.7% случаев (Aeschlimann, 1958), *O. turicata* — спирохет *B. turicatae* в 35—100% случаев (Davis, 1943), *O. papillipes* — спирохет *B. sogdiana* примерно в 33% случаев (Павловский и Скрынник, 1951, 1965), а у *O. tartakovskyi* передача спирохет *B. latishevi* потомству зараженных самок представляет редкое исключение (Baltazard et al., 1952). Весьма велики и индивидуальные различия в степени зараженности потомства отдельных особей. Количественные данные имеются лишь для *O. moubata*, у которого возбудитель был обнаружен у 2—98% особей дочернего поколения.

В клещах *O. papillipes* спирохеты *B. sogdiana* сохранялись на протяжении 26 лет путем 3 трансвариальных пассажей (Павловский и Скрынник, 1965), а в *O. moubata* спирохеты *B. duttoni* — в течение 6 лет в 5 последовательных поколениях клещей (Geigy u. Aeschlimann, 1964). Для *O. papillipes* данные о каких-либо изменениях вирулентности при трансвариальных пассажах отсутствуют. В то же время при трансвариальной передаче вирулентность *B. duttoni* для белых мышей начала заметно уменьшаться после 3-го пассажа и почти полностью исчезла у спирохет из клещей 5-го до-

черного поколения. Эти данные, однако, не получили подтверждения в опытах Бургдорфера (Burgdorfer, 1967), где спирохеты того же исходного штамма из Танганьики сохранили вирулентность для белых мышей, несмотря на исключительно трансвариальную передачу в клещах *O. moubata* на протяжении 8 генераций.

Учитывая недостаточность количественных данных о распространении трансвариальной передачи спирохет среди аргасовых клещей, а также противоречивость результатов опытов о влиянии длительной циркуляции спирохет в клещах на их вирулентность для позвоночных животных мы попытались выяснить эти вопросы на примере взаимоотношений клещей *O. papillipes* и спирохет *B. sogdiana*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во всех опытах использовались особи *O. papillipes* из лабораторной культуры — потомки партии клещей, собранных в Джулангарской пещере (Узбекская ССР) и давших несколько последовательных лабораторных поколений. Культура клещей, по данным многократных проверок, была свободна от спирохет. Партия из 150 нимф IV стадии была заражена одним штаммом *B. sogdiana*, выделенным от клещей *O. papillipes* из окрестностей Нурека (Таджикская ССР). Для заражения клещи были накормлены на 3 морских свинках в период первого приступа спирохетоза, когда в крови животных находилось очень большое количество спирохет. Перелинявшие из нимф IV самки родительского поколения были накормлены на морских свинках и рассажены индивидуально с самцами из той же партии. Во всех дальнейших опытах использовались лишь потомки 9 зараженных самок, передавшие спирохет трансвариально особям 1-го дочернего поколения.

Для установления зараженности клещей *B. sogdiana* обычно практикуется их кормление на морских свинках, которые высоко восприимчивы к этому виду спирохет. Кровь животных исследуется на мазках, окрашенных по методу Гимза-Романовского, или прижизненно в темном поле (Павловский, 1960). Мы применяли данные методики при проверке на зараженность партий из нескольких клещей. Для установления индивидуальной зараженности клещей последние вскрывались и давленные препараты их внутренних органов исследовались в фазовом контрасте. Движущиеся спирохеты легко обнаруживались при увеличении (об. $\times 40$, водная иммерсия и окуляр — $\times 10$ или $\times 15$).

Для установления феномена трансвариальной передачи напитавшиеся оплодотворенные самки рассаживались индивидуально для яйцекладки. После откладки яиц все самки вскрывались и для дальнейшего исследования сохранялись лишь кладки от инфицированных особей. Присутствие спирохет у их потомства определялось по данным микроскопирования внутренних органов голодных нимф II стадии (по 10 особей из каждой кладки, а в I и VIII дочерних поколениях клещей по 30 особей). После этого нимфы II из кладок, в которых были обнаружены спирохеты, объединялись в одну партию. У морских свинок после каждого кормления клещей исследовалась кровь. Присутствие в ней спирохет служило дополнительным подтверждением трансвариальной передачи возбудителя, а также подтверждало сохранение у последнего вирулентности для морских свинок.

У клещей I и VIII дочерних поколений вирулентность спирохет была исследована в отдельности для потомства каждой из самок. В случае отсутствия возбудителя в крови морских свинок после кормления на них партий из заведомо инфицированных нимф III и IV стадий из 5 особей каждой партии готовилась суспензия для внутримышечного введения морским свинкам. Присутствие спирохет в суспензии контролировалось под микроскопом. Для установления восприимчивости незаболевших животных к спирохетам на них через месяц повторно кормили клещей, до этого зараженных исходным штаммом возбудителя при питании на больных морских свинках.

Для кормления личинок и нимф I использовались белые мыши, а для нимф старших стадий и имаго — морские свинки. Во всех опытах была исключена возможность реинфицирования клещей при кормлении. Клещи содержались при температуре 25—27°, так что за год развивалось одно поколение. Опыты были начаты с 1959 г. и трансовариальная передача спирохет прослежена на протяжении 9 лет (срок наблюдений) вплоть до VIII дочернего поколения клещей.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

От 149 нимф IV родительского поколения, напивавшихся на больных морских свинках, перелиняло 112 самок. После питания и спаривания последних 107 особей отложили яйца, из которых вылупились жизнеспособные личинки. По данным вскрытия этих клещей по окончании яйцекладки, зараженными оказались 82 особи. Однако лишь у потомства 9 самок были обнаружены спирохеты, так что частота трансовариальной передачи среди зараженных особей родительского поколения составляла около 11%.

У всех последующих дочерних поколений клещей частота трансовариальной передачи установлена по результатам вскрытия 30 зараженных самок одной генерации, и полученные результаты представлены в табл. 1.

Т а б л и ц а 1
Частота трансовариальной передачи *Borrelia sogdiana* зараженными самками *Ornithodoros papillipes*

Поколение клещей	P	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆	F ₇
Число самок, передавших спирохет потомству	9	7	6	11	13	15	12	14
Число самок, не передавших спирохет потомству	73	23	26	19	17	16	15	16
Общее число вскрытых самок	82	30	32	30	30	31	27	30
Процент трансовариальной передачи	11	23	19	37	43	48	44	47

$$\chi^2 = 29.9; P < 0.001$$

Данные, представленные в табл. 1, свидетельствуют об увеличении частоты трансовариальной передачи спирохет с 11% у исходного родительского поколения клещей до 47% у VII дочернего поколения. Большая величина хи-квадрата, вычисленная для частот трансовариальной передачи в последовательных поколениях клещей, исключает возможность объяснения этого явления чисто случайными колебаниями. Мы считаем, что столь значительное увеличение частоты передачи спирохет от самок клещей к их потомству связано с нарушением нормальной циркуляции возбудителя между теплокровным животным и клещом. В результате изменились условия существования спирохет, а соответственно и направление действия отбора на используемый в опытах штамм. Постепенное повышение частоты трансовариальной передачи от поколения к поколению клещей при исключительно трансовариальных пассажах возбудителя исключает объяснение этого явления каким-либо механизмом прямой физиологической адаптации. В последнем случае следовало бы ожидать достижения максимальных значений частот трансовариальной передачи уже у особей I дочернего поколения и последующих случайных колебаний этого показателя, что на самом деле отсутствовало.

При трансовариальной передаче спирохет получала лишь часть потомства в пределах одной семьи. Процент зараженности нимф II весьма значительно варьировал в разных семьях. В I дочернем поколении этот показатель колебался от 3.3 до 23.3%, а в VIII поколении — от 10.0

Т а б л и ц а 2
Частота заражения потомства самок *Ornithodoros papillipes*
при трансовариальной передаче *Borrelia sogdiana*

Дочернее поколение клещей (F), получившее спирохет от исходного родительского (P)	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅	F ₆	F ₇	F ₈
Число самок родительского по- коления, передавших спиро- хет потомству	9	7	6	11	13	15	12	14
Общее число вскрытых нимф II	270	79	64	115	134	152	120	420
Число зараженных нимф II	29	14	13	27	29	40	33	125
Число незараженных нимф II	241	55	51	88	105	112	87	295
Процент зараженности нимф II	10.7	17.7	20.3	23.5	21.6	26.3	27.5	29.8

$$\chi^2 = 38.27; P < 0.001$$

Т а б л и ц а 3
Частота зараженности *Borrelia sogdiana* нимф II *Ornithodoros papillipes*
в семьях I и VIII дочерних поколений клещей,
получивших возбудителя трансовариально

№ семьи	Число вскрытых нимф II F _I			Число вскрытых нимф II F _{VIII}		
	чистые	зараженные		чистые	зараженные	
	абс.	абс.	%	абс.	абс.	%
1	27	3	10.0	18	12	40.0
2	29	1	3.3	24	6	20.0
3	24	6	20.0	27	3	10.0
4	28	2	6.7	17	13	43.3
5	23	7	23.3	21	9	30.0
6	28	2	6.7	20	10	33.3
7	27	3	10.0	23	7	23.3
8	28	2	6.7	20	10	33.3
9	27	3	10.0	22	8	6.7
10	—	—	—	19	11	36.7
11	—	—	—	17	13	43.3
12	—	—	—	21	9	30.0
13	—	—	—	24	6	20.0
14	—	—	—	22	8	26.7
Всего . . .	241	29	Среднее 10.7	295	125	Среднее 29.8

до 43.3%. Тем не менее, несмотря на значительные индивидуальные различия между отдельными семьями клещей, наблюдалась несомненная тенденция повышения частоты зараженности особей одной семьи от I к к VIII дочернему поколению (табл. 2 и 3). В I поколении этот показатель составлял в среднем 10.7%, во II — 17.7%, а в VIII — 29.8%.

Трансовариальное пассирование спирохет через 7 поколений клещей привело не только к значительному увеличению частоты передачи возбудителя потомству инфицированных клещей, но и к изменению их способности вызывать спирохетемию у морских свинок (табл. 4 и 5). Известно, что кормление зараженных клещей на восприимчивых животных не всегда ведет к их заболеванию и появлению в крови спирохет (Павловский и Скрынник, 1939). Однако при повторных кормлениях этих же партий клещей или после введения приготовленной из них суспензии в организм морской свинки обычно удается вызвать клиническую картину заболевания, и в крови подобных животных обнаруживаются спирохеты. Отсутствие заболевания морских свинок после кормления на них партий заведомо зараженных клещей неоднократно наблюдалось и в наших опытах, но последующие кормления тех же партий вели к заражению животных

спирохетами. Так, при раздельном кормлении 9 семей клещей I дочернего поколения в 4 случаях из 36 питание зараженных особей не сопровождалось спирохетозом у подопытных животных (табл. 4). Однако во всех указанных случаях следующее кормление вызвало четкую клиническую картину заболевания морских свинок.

С иной ситуацией мы столкнулись при проверке на способность к передаче спирохет у 14 семей VIII дочернего поколения, получившего спирохет в результате 8-го трансвариального пассажа (табл. 5). У 3 семей клещей, во внутренних органах которых постоянно обнаруживались спирохеты, кровососание нимф II, III, IV, самцов и самок ни разу не вызвало клинической картины заболевания у восприимчивых морских свинок и появления в их крови возбудителя.

Т а б л и ц а 4

Спирохеты в крови морских свинок после кормления на них клещей *Ornithodoros papillipes* I дочернего поколения, получивших возбудителя после первого трансвариального пассажа

№ семьи	Нимфы II		Нимфы III		Нимфы IV		Самки и самцы		
	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	спирохеты в клещах
1	64	+	60	+	41	+	43	+	+
2	57	+	55	+	32	+	41	+	+
3	52	+	51	+	30	+	44	+	+
4	54	+	51	+	31	—	38	+	+
5	49	+	45	—	27	+	35	+	+
6	61	+	60	+	33	+	45	—	+
7	54	+	52	+	29	—	32	+	+
8	58	+	54	+	28	+	39	+	+
9	53	+	50	+	24	+	37	+	+

П р и м е ч а н и е. Плюс обозначает обнаружение спирохет в крови морской свинки или во внутренних органах клеща, минус — их отсутствие.

Т а б л и ц а 5

Спирохеты в крови морских свинок после кормления на них клещей *Ornithodoros papillipes* VIII дочернего поколения, получивших возбудителя после восьмого трансвариального пассажа

№ семьи	Нимфы II		Нимфы III		Нимфы IV		Самки и самцы		
	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	число питавшихся особей	спирохеты в крови	спирохеты в клещах
1	47	+	44	+	33	+	39	+	+
2	59	+	53	—	31	+	41	+	+
3	51	+	49	+	24	—	37	+	+
4	38	—	36	—	20	—	29	—	+
5	49	+	42	+	23	+	35	+	+
6	54	+	53	+	29	+	43	—	+
7	52	+	51	+	26	+	41	+	+
8	61	+	57	+	34	+	42	+	+
9	45	—	45	—	23	—	34	—	+
10	42	+	40	+	26	+	31	—	+
11	48	+	45	+	24	+	30	+	+
12	54	—	50	—	33	—	39	—	+
13	46	+	42	+	25	+	32	+	+
14	53	+	49	—	32	+	34	+	+

П р и м е ч а н и е. Плюс обозначает обнаружение спирохет в крови морской свинки или во внутренних органах клеща, минус — их отсутствие. В семьях 4, 9, 12 спирохетемия отсутствовала и после внутримышечного введения растертых клещей.

Отсутствие заболевания у подопытных животных не было связано с возможной неспособностью клещей к передаче возбудителя. В слюнных железах клещей этих семей было обнаружено большое количество активно двигавшихся спирохет, которые несомненно вместе со слюной должны были инокулироваться в морских свинках при кровососании переносчиков. Кроме того, животные не заболевали и после внутримышечного введения им суспензии из подобных растертых клещей, также содержащей спирохет.

Результаты опытов с прямым введением спирохет в организм морских свинок позволяют считать, что отсутствие заболевания спирохетозом у этих животных после кормления на них 3 семей клещей VIII поколения связано не с неспособностью переносчика к передаче возбудителя, а с изменениями вирулентности спирохет.

В то же время следует отметить, что ослабление вирулентности спирохет для морских свинок обнаружено лишь в 3 семьях клещей, а возбудитель из остальных 11 исследованных семей обеспечивал достаточно высокую спирохетемию у восприимчивых животных. Напротив, в 3 «необычных» семьях клещей вирулентные спирохеты отсутствовали у всех особей, так что утрата вирулентности произошла не позднее, чем у клещей VII поколения, а может быть, и раньше.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прослеженные в наших опытах значительные изменения в частоте трансвариальной передачи спирохет *B. sogdiana* клещами *O. papillipes* представляют пример динамичности во взаимоотношениях возбудителя и переносчика.

Повышение частоты трансвариальной передачи в последующих поколениях клещей мы связываем с действием искусственного отбора в направлении усиления данного признака как у клещей, так и у спирохет. Отбор осуществлялся путем выбраковки всех самок, не обеспечивших передачи спирохет своему потомству, и всех особей дочернего поколения, не получивших возбудителя от родителей. Параллельно происходила селекция спирохет, так как по схеме опыта могли сохраняться лишь субштаммы, обладавшие способностью к заселению яйцеклеток клещей и к последующему развитию в особях дочернего поколения.

Известно, что природные штаммы спирохет отличаются очень высокой гетерогенностью по антигенным свойствам и другим биологическим признакам — нейротропность, вирулентность для теплокровных и т. д. (Москвин, 1960; Теравский, 1963; Felsenfeld, 1965). Не менее важно, что за время развития 8 дочерних поколений клещей спирохеты дали неизмеримо большее число поколений с огромным числом особей в каждом из них. Учитывая высокую степень изменчивости природных штаммов спирохет, можно ожидать, что и в опытном штамме существовали и неоднократно возникали различные мутантные формы. В результате процессы искусственного отбора охватили в наших опытах весьма значительное число последовательных генераций возбудителя с достаточно высоким уровнем изменчивости.

Можно предположить, что наряду с искусственным отбором по определенному признаку (способности к трансвариальной передаче) параллельно происходил и естественный отбор субштаммов спирохет, лучше приспособленных к существованию в организме переносчика. Нормально в природных очагах спирохетоза возбудитель должен обладать способностью к существованию в столь различных средах обитания, как организмы клеща и млекопитающего. В экспериментальных условиях при исключительно трансвариальном пассировании возбудителя исчезает необходимость в сохранении адаптаций к развитию в млекопитающих. И действительно, в наших опытах у части клещей наблюдалась утрата спирохетами способности вызывать спирохетемию у морских свинок. Для *B. duttoni* из клещей *O. moubata* в подобных же условиях отмечена утрата вирулентности для белых мышей у всех субштаммов возбудителя (Geigy und Aeschli-

mann, 1964). Подобная же частичная утрата вирулентности *B. duttoni* для белых мышей вследствие длительной трансвариальной передачи отмечена и в природных очагах спирохетоза в Танганьике (Geigy und Burgdorfer, 1951; Geigy und Mooser, 1955, и Geigy, Mooser und Weyer, 1956).

С противоположной картиной мы сталкиваемся в случае длительного пассирования спирохет от теплокровного животного к теплокровному при исключении из цикла передачи клещей. Утрата способности к длительному переживанию в клещах отмечена для штамма *B. hispanica* (Chorine et Colas-Belcour, 1947) и для нескольких штаммов *B. duttoni* (Grün, 1950; Varma, 1956, 1962) после многолетнего пассирования возбудителя исключительно через белых мышей.

Описанные изменения биологических свойств штаммов, у которых была нарушена нормальная циркуляция между двумя типами хозяев, развивались постепенно от поколения к поколению и лишь в редких случаях охватывали всю популяцию микроорганизмов. Последнее служит дополнительным аргументом в пользу генотипической природы этих изменений и их распространения внутри популяции возбудителя под воздействием направленного отбора. Прямая физиологическая адаптация к изменившимся условиям существования должна играть здесь меньшую роль, так как она предполагает более быструю и одновременную реакцию у значительной части особей и легкость возвращения популяции к исходному состоянию. Различную скорость возникновения субштаммов спирохет, утративших способность к развитию в млекопитающих или членистоногих, а в ряде опытов и отсутствие подобных изменений, по нашему мнению, можно объяснить неодинаковыми генетическими особенностями исходных штаммов возбудителя.

Описанное явление изменения способности спирохет к развитию в организме членистоногого или млекопитающего представляет определенный общебиологический интерес, так как оно свойственно и другим возбудителям трансмиссивных инфекций. В опытах с длительным пассированием арбовирусов (Smith, 1964) и паразитических простейших (Garnham, 1964) исключительно в насекомых или в позвоночных животных отмечено значительное ослабление вирулентности возбудителя или даже полная утрата у него способности к существованию в другом хозяине.

В природных очагах трансмиссивных инфекций существование возбудителя обеспечивается его непрерывной циркуляцией между членистоногими-переносчиками и позвоночными-хозяевами, условия обитания в организме которых далеко не одинаковы. Поэтому можно предположить, что природные популяции (штаммы) возбудителей трансмиссивных инфекций представляют смесь из субштаммов, одни из которых лучше приспособлены к развитию в позвоночных животных, а другие — в членистоногих. Развитие в позвоночных должно благоприятствовать выживанию одних типов генотипов, а в членистоногих — других, так что популяция возбудителя находится под постоянным воздействием дисруптивного отбора.

Дисруптивный отбор у высших организмов, по мнению Матера (Mather, 1955), может вести как к генетической изоляции обособленных групп внутри вида, так и к генетическому полиморфизму адаптационного типа, который достаточно подробно изучен у многих видов животных (Ford, 1965; Тимофеев-Ресовский и Свирежев, 1967). Значительная генетическая гетерогенность циркулирующих в природе штаммов спирохет и других групп возбудителей трансмиссивных инфекций позволяет сделать предположение, что здесь мы также имеем дело с одной из форм адаптационного полиморфизма. Возникновение полиморфизма в данном случае легко объяснимо необходимостью регулярной смены возбудителями трансмиссивных инфекций двух различных сред обитания (организмов позвоночного и членистоногого). К сожалению, недостаточная изученность генетических особенностей спирохет и других микроорганизмов, одновременно связанных с членистоногими и позвоночными, не позволяет провести количественный анализ данного типа адаптационного полиморфизма. Тем

не менее не вызывает сомнения, что, как и при других формах генетического полиморфизма, соотношение между генотипами внутри популяции поддерживается давлением отбора. В условиях эксперимента при замене дисруптивного отбора прямым отбором в направлении адаптации лишь к одному типу хозяев легко удастся вызвать сдвиг в структуре популяции возбудителя в сторону уменьшения полиморфности и увеличения мономорфности.

ВЫВОДЫ

1. Прослежена исключительно трансовариальная передача спирохет *B. sogdiana* в течение 9 лет (срок наблюдений) в 8 последовательных поколениях клещей.

2. По данным индивидуального учета зараженности клещей спирохетами установлено, что частота передачи возбудителя инфицированными самками увеличилась с 11% у особей родительского поколения до 47% в VII дочернем поколении. Процент зараженности клещей в семьях, получивших спирохет трансовариально, повысился с 10.7% в I дочернем поколении до 29.8% в VIII дочернем поколении.

3. В 3 из 14 исследованных семей VIII дочернего поколения, получивших спирохет трансовариально, обнаружена утрата вирулентности возбудителя для морских свинок.

Литература

- Москвин И. А. 1960. Клещевые спирохетозы. Медгиз, Л. : 1—164.
- Павловский Е. Н. 1960. Клещевой возвратный тиф. В кн.: Природноочаговые болезни человека, Медгиз, М. : 126—168.
- Павловский Е. Н. и Скрынник А. Н. 1939. Экспериментальное исследование над передачей спирохет клещевого рекурренса по ходу метаморфоза *Ornithodoros papillipes* и при других условиях. Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, 18 : 25—42.
- Павловский Е. Н. и Скрынник А. Н. 1951. Трансовариальная передача спирохет клещевого возвратного тифа у клещей *Ornithodoros papillipes* (сообщение II). Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, 46 : 19—28.
- Павловский Е. Н. и Скрынник А. Н. 1965. Клещи *Ornithodoros papillipes* Birula как резервуар спирохет — возбудителей клещевого спирохетоза. В кн.: Чтения памяти Н. А. Холодковского, 1963—1964 гг. Изд. «Наука», Л. : 3—11.
- Травский И. К. 1963. Значение различных фаз развития клещей *Ornithodoros papillipes* Bir. в передаче возбудителя клещевого спирохетоза в зависимости от условий их заражения. Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, 149 : 166—175.
- Тимофеев-Ресовский Н. В. и Свирижев Ю. М. 1967. О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование. Генетика, 10 : 152—166.
- Aeschlimann A. 1958. Development embryonnaire d'*Ornithodoros moubata* (Murray) et transmission transovarienne de *Borrelia duttoni*. Acta tropica, 15 (1) : 15—64.
- Baltazard M. M., Bahmanyar M., Pournaki R. and Mofidi C. 1952. *Ornithodoros tartakovskyi* Olenov, 1931 et *Borrelia* (Spirochete) *latychevi* Sofiev, 1941. Note preliminaire. Ann. Parasitol. Hum. Compar., 27 (1—3) : 311—328.
- Burgdorfer W. and Varma M. G. R. 1967. Transstadial and transovarial development of disease agents in Arthropods. Ann. Rev. Entomol., 12 : 347—376.
- Chorine V. et Colas-Belcour J. 1947. Perte du pouvoir infectant des cultures de *Spirochaeta hispanica* pour l'*Ornithodoros erraticus*, son vecteur dans la nature. Bull. Soc. Path. exot., 40 : 383—389.
- Davis G. E. 1943. Relapsing fever: the tick *Ornithodoros turicata* as a spirochetal reservoir. Publ. Health Rep., Wash., 58 : 839—842.
- Felsenfeld O. 1965. *Borreliae*, human relapsing fever, and parasite-vector-host relationships. Bacteriol. Rev., 29 (1) : 46—74.
- Ford E. B. 1965. Genetic polymorphism, London : 1—101.
- Garnham P. C. C. 1964. Factors influencing the development of Protozoa in their Arthropodan host. In: Host-parasite relationships in invertebrate hosts, ed. A. E. R. Taylor, Oxford : 33—50.
- Geigy R. und Aeschlimann A. 1964. Langfristige Beobachtungen über transovariable Übertragung von *Borrelia duttoni* durch *Ornithodoros moubata*. Acta tropica, 21 (1) : 1—4.
- Geigy R. und Burgdorfer W. 1951. Unterschiedliches Verhalten verschiedener Stämme von *Spirochaeta duttoni* in der weissen Maus. Acta tropica, 8 (2) : 151—154.

- Geigy R. und Mooser H. 1955. Untersuchungen zur Epidemiologie des africanischen Rückfallfiebers in Tanganyica. *Acta tropica*, 12 (4) : 327—345.
- Geigy R., Mooser H. und Weyer F. 1956. Untersuchungen an Stämmen von afrikanischen Rückfallfiebers aus Tanganyica. *Acta tropica*, 13 (3) : 193—224.
- Grün H. 1950. Die experimentelle Übertragung von Rückfallfieberspirochäten durch *Ornithodoros moubata*. *Z. Hyg. Infekt. Kr.*, 131 (2—3) : 198—218.
- Mather K. 1955. Polymorphism as an outcome of disruptive selection. *Evolution*, 9 (1) : 52—61.
- Smith C. E. G. 1964. Factors influencing the behaviour of viruses in their arthropodan hosts. In: *Host-parasite relationships in invertebrate hosts*, ed. A. E. R. Taylor, Oxford : 1—31.
- Varm M. G. R. 1956. Comparative studies on the transmission of two strains of *Spirochaeta duttoni* by *Ornithodoros moubata* and of *S. turicatae* by *O. turicata*. *Ann. trop. med. parasit.*, 50 (1) : 1—17.
- Varm M. G. R. 1962. Transmission of relapsing fever spirochaetes by ticks. *Symp. Zool. Soc. London*, 6 : 61—82.

TRANSOVARIAL TRANSMISSION OF THE SPIROCHAETE
BORRELIA BY THE TICK ORNITHODOROS PAPILLIPES AND
ITS EFFECT ON BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE
PATHOGEN

Ju. S. Balashov

S U M M A R Y

A laboratory culture of *O. papillipes* free of spirochaetes was infected with *B. sogdiana* by feeding on guinea pigs having spirochaetemia of blood. During the next 9 years spirochaetes were passed exclusively transovarially in 8 subsequent daughter generations of ticks. According to the data on the infection rate of ticks with spirochaetes the frequency of the transmission of the pathogen by infected females increased from 11 per cent in the parental generation to 47 per cent in the VIIth daughter generation, and the infection rate of the female progeny in the generation in question from 10.7 to 29.8 per cent. In 3 of 14 investigated lines of the VIIIth daughter generation the spirochaetes lost their virulence for guinea pigs. It is suggested that in the case of normal circulation of spirochaetes between mammals and ticks the strains of the pathogen are constantly affected by the disruptive selection and genetically polymorphic. In the case of the passage of spirochaetes only via ticks the disruptive selection is replaced by the direct one that increases the ability for transovarial transmission. Substrains of the pathogen become more monomorphic and in a number of cases lose their ability to develop in mammals
